ПАРАЗИТОЛОГИЯ, 33, 1, 1999

УДК 576.895.121.55:591.3

УЛЬТРАСТРУКТУРА ЭМБРИОНАЛЬНЫХ ОБОЛОЧЕК PASSERILEPIS CRENATA (CESTODA: HYMENOLEPIDIDAE)

© Е. Е. Корнакова

Прослежено формирование эмбриональных оболочек и эмбрионального эпителия в яйцах *Passerilepis crenata* in utero. Онкосферы окружены тремя слоями — скорлупой, наружной оболочкой и внутренней оболочкой. Показано, что стенка матки участвует в формировании скорлупы на ранних стадиях морфогенеза онкосферы, тогда как наружная оболочка продуцирует секреторный материал на стадии зрелой онкосферы. Эмбриофор *P. crenata*, развивающийся внутри внутренней оболочки, имеет неправильную форму. «Мембрана онкосферы» не была обнаружена. Показано, что эмбриональный эпителий отделяется от внутренней оболочки путем инвагинации базальной мембраны последней. Он образует вокруг эмбриона две отдельные пластинки. Строение эмбриональных оболочек *P. crenata* заметно отличается от типичной картины, существующей у циклофиллидных цестод, что, возможно, связано с особенностями жизненного цикла данного вида.

Изучение развития и ультраструктуры эмбриональных оболочек *Passerilepis crenata* позволило установить ряд интересных особенностей, ранее не описанных для циклофиллидных цестод. Промежуточные хозяева *P. crenata* до сих пор неизвестны, однако спектр питания дефинитивных хозяев этого вида: скворца (*Sturnus vulgaris* L.) и черного дрозда (*Turdus merula* L.) позволяет предположить, что ими служат наземные беспозвоночные. Особенностью *P. crenata* является то, что из кишечника хозяина выводятся не отдельные яйца, а целые членики. В фекалиях зараженных птиц мы обнаружили только зрелые проглоттиды. Такая черта жизненного цикла не является обычной для гименолепидид, и поэтому изучение строения и развития эмбриональных оболочек яиц *P. crenata* представляет особый интерес. Развитию эмбриональных оболочек у циклофиллидных цестод посвящено много исследований (Кашин, 1990, 1991; Fairweather, Threadgold, 1981; Chomicz, Czubaj, 1991; Rybicka, 1972; Swiderski, 1975, 1988, и др.). Однако строение эмбриональных оболочек цестод с сухопутным жизненным циклом, паразитирующих в птицах, до сих пор изучено не было.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Экземпляры *P. crenata* были собраны из кишечника скворца (*Sturnus vulgaris*) и черного дрозда (*Turdus merula*) в окрестностях Калининградской биологической станции ЗИНа РАН, на Куршской косе Балтийского моря. Фрагменты стробил, размером около 1.5 мм, с члениками разной степени зрелости были зафиксированы в 4%-ном глутаральдегиде на 0.1 М какодилатном буфере (рН 7.4) с добавлением сахарозы и постфиксированы после отмывки в том же буфере в 1%-ном растворе OsO_4. После дегидратации фрагменты стробил были залиты в аралдит. Ультратонкие срезы приготовлены на ультрамикротоме LKB—III и законтрастированы в водном насыщенном растворе уранилацетата и растворе цитрата свинца по Рейнольдсу. Просмотр срезов проведен на микроскопе JEM 1200 EX.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Онкосферы *P. crenata* окружены тремя слоями — скорлупой, наружной и внутренней оболочками. Из-за отложения скорлупового материала на капсуле последняя как самостоятельный слой неразличима. Толщина и структура оболочек зависят от степени зрелости онкосфер. У преонкосферы скорлупа представлена тонким, почти гомогенным слоем. Скорлупа образует многочисленные глубокие складки, в некоторых местах прилегающие к наружной оболочке. Важно отметить, что морфогенез крючьев у *P. crenata* происходит на стадии преонкосферы и предшествует дифференцировке оболочек. Соответственно классификации Рыбицкой (Rybicka, 1966) у данного вида морфогенез оболочек и эмбриофора отодвинут на стадию онкосферы.

Наружная оболочка преонкосферы представлена тонким слоем цитоплазмы, прерывистым на срезах. Она может выглядеть как изолированные участки цитоплазмы с утолщением в области ядер, но может истончаться настолько, что одевающие ее мембраны почти прилегают друг к другу (рис. 1, *а—в*; см. вкл.). В наружной оболочке лежат два ядра. Цитоплазма содержит немногочисленные митохондрии, свободные рибосомы, комплексы Гольджи и скопления мелких электронноплотных гранул.

Внутренняя оболочка преонкосферы представлена довольно толстым цитоплазматическим слоем, содержащим два ядра, многочисленные митохондрии, свободные рибосомы и липидные капли (рис. 1, *а*, *в*). В базальном слое цитоплазмы внутренней оболочки отмечены многочисленные продолговатые электронноплотные гранулы, преимущественно расположенные параллельно базальной мембране (рис. 1, *в*). Эти характерные включения маркируют слой цитоплазмы, который впоследствии образует эмбриональный эпителий.

Отделение эмбрионального эпителия предшествует формированию эмбриофора. Этот процесс происходит путем образования инвагинаций базальной мембраны внутренней оболочки (рис. 2, *а*; см. вкл.; 5). Инвагинации возникают в четырех симметричных точках на латеральной поверхности внутренней оболочки. Они углубляются, идут вдоль базальной мембраны внутренней оболочки и сливаются на ее полюсах. Таким образом, происходит отделение двух эпителиальных пластинок, окружающих онкосферу под внутренней оболочкой. При этом на небольших участках латеральной поверхности базальной мембраны внутренней оболочки эмбриональный эпителий отсутствует. На поздней стадии морфогенеза онкосферы просвет между двумя эпителиальными пластинками исчезает, однако их мембраны не сливаются, а только прилегают друг к другу (рис. 2, *б*). Ядра эмбрионального эпителия или связь с погруженными тегументальными клетками не были обнаружены. Толщина эмбрионального эпителия не изменяется в процессе созревания онкосферы. Его апикальная поверхность лишена микроворсинок.

В процессе созревания внутренней оболочки матрикс ее митохондрий становится плотным, увеличивается количество рибосом, появляются мембранные профили гладкой эндоплазматической сети и многочисленные мембранные пузырьки. Блоки эмбриофора вначале появляются в базальной трети внутренней оболочки в виде отдельных электронноплотных тел неправильной формы. Они состоят из мелкогранулярного материала. В зоне формирования блоков эмбриофора в цитоплазме появляются многочисленные микротрубочки (рис. 2, *в*; 3, *а*; см. вкл.). Блоки эмбриофора сливаются в базальной области внутренней оболочки, образуя прерывистый слой неправильной формы с многочисленными утолщениями. Положение утолщений эмбриофора непостоянно и варьирует у разных онкосфер. Поверхность эмбриофора образует глубокие инвагинации, заполненные цитоплазмой. Мембранные пузырьки сливаются, образуя две мембраны, покрывающие проксимальную и дистальную поверхности эмбриофора и отделяющие его от цитоплазмы внутренней оболочки (рис. 3, *б*).

«Мембрана онкосферы» у *P. crenata* не образуется. Однако на последнем этапе морфогенеза онкосферы слой электронноплотного материала, внешне похожий на «мембрану онкосферы», появляется под базальной мембраной эмбрионального эпителия, дистально от субэпителиальных мышц онкосферы (рис. 4, *а*; см. вкл.).

В поздних онкосферах изменяется ультраструктура наружной оболочки. Она становится толстой, образует многочисленные складки, так что на срезах может выглядеть многослойной (рис. 3, *в*). Крупные электронноплотные гранулы появляются в ее цитоплазме. Апикальная мембрана наружной оболочки образует глубокие инвагинации в цитоплазму, так что на срезах цитоплазма наружной оболочки кажется вакуолизированной. Гранулы выводятся в эти инвагинации, выходят в пространство между наружной оболочкой и скорлупой, а затем сливаются со скорлупой, утолщая ее (рис. 3, *г*).

Стенка матки у *P. crenata* представлена синцитиальным эпителием с глубокими базальными инвагинациями и микроворсинками на ее апикальной поверхности. Эпителий матки подостлан толстым слоем фибриллярного материала, образующим рыхлую базальную пластинку. Цитоплазма эпителия матки содержит многочисленные свободные рибосомы, мощно развитый гранулярный эндоплазматический ретикулюм, митохондрии, ядра и крупные липидные капли (рис. 4, *б*). Она выглядит активно синтезирующей структурой. В члениках, содержащих полностью зрелые онкосферы, внутренняя поверхность матки становится более гладкой, количество органоидов уменьшается, цитоплазма становится плотно-гомогенной. Экстраклеточный матрикс формирует вокруг матки дополнительную тонкую и плотную пластинчатую структуру, лежащую в рыхлом слое экстраклеточного матрикса вокруг матки (рис. 4, *в*). На поперечных срезах эта пластинчатая структура имеет вид сильно извитой электронноплотной линии.

ОБСУЖДЕНИЕ

Строение оболочек онкосфер *P. crenata* довольно необычно. В то время как ультраструктура оболочек преонкосферы сходна с таковой у других циклофиллидных цестод, исследованных к настоящему времени, морфология оболочек зрелой онкосферы имеет ряд важных отличий.

Онкосферы *P. crenata* окружены скорлупой, наружной и внутренней оболочками. Стенка матки образует дополнительный слой, заключающий в себе многочисленные онкосферы. Важная роль стенки матки в формировании скорлупы, питании и защите яиц были показаны для нескольких видов циклофиллидей (Coil, 1967, 1970, 1977, 1979; Pence, 1970; Fairweather, Threadgold, 1981; Chomicz, Czubaj, 1991). Ультраструктура стенки матки *P. crenata* свидетельствует о высокой синтетической активности ее эпителия. Ультраструктура наружной оболочки преонкосферы и ранней онкосферы *P. crenata* скорее демонстрирует отсутствие активных процессов синтеза. Поэтому кажется более вероятным внеэмбриональное происхождение материала скорлупы.

Наружная оболочка онкосферы становится синтетически более активной в конце морфогенеза онкосферы. У многих других циклофиллид наружная оболочка слабо развита на стадии зрелой онкосферы (Lethbridge, 1974; Pence, 1970; Coil, 1968) и может даже дегенерировать (Rybicka, 1972; Coil, 1979; Fairweather, Threadgold, 1981; Swiderski, 1988; Chomicz, Czubaj, 1991; Chomicz, 1993). В онкосферах *Hymenolepis nana* (Fairweather, Threadgold, 1981) отмечены процессы образования вакуолей и формирования секреторных гранул в наружной оболочке, сходные с таковыми у *P. crenata*, однако у изученного ими вида в поздних онкосферах наружная оболочка дегенерирует. Вакуолизация наружной оболочки и ее активное состояние отмечены у зрелых онкосфер *Diorchis elisae* (Chomicz, Walski, 1991).

Ультраструктура внутренней оболочки у преонкосфер *P. crenata* не имеет специфических особенностей и сходна с таковой у других циклофиллидей. Ранние стадии формирования эмбриофора у этого вида также не отличаются от того, что имеет место у других видов. Однако сформированный эмбриофор *P. crenata* отличается неправильной формой с просветами и утолщениями. Эмбриофор с просветами был описан у *Hymenolepis nana* (Fairweather, Threadgold, 1981), но у этого вида эмбриофор имеет постоянную небольшую толщину. Наличие собственной мембраны эмбриофора, отделяющей его от цитоплазмы внутренней оболочки, ранее было отмечено у *Catenotaenia pusilla* (Swiderski, 1968, 1972). Высказывалось предположение, что толстый, плотный, состоящий из блоков эмбриофор, описанный у тениид, возможно, защищает онкосферы в наружной среде при необходимости длительного выживания до того, как они будут проглочены промежуточными хозяевами (Fairweather, Threadgold, 1981). В случае *P. crenata* яйца в наружной среде защищены, помимо скорлупы и оболочек, всеми тканями членика. Большое количество липидов в эпителии стенки матки и возникновение плотной дополнительной пластинчатой структуры, окружающей стенку матки в зрелых проглоттидах, вероятно, служат для защиты яиц от высыхания в наружной среде, также, как и большое количество липидов в паренхиме этого вида (Корнакова, 1994), что связано с выведением во внешнюю среду целых члеников и, весьма вероятным, сухопутным жизненным циклом. Наличие дополнительных защитных образований, помимо эмбриональных оболочек, функционально (но не структурно) являющихся аналогом парутеринных органов, впервые отмечено у гименолепидид. Вероятно, отсутствие у *P. crenata* «мембраны онкосферы» — уникальная для циклофиллид черта — также связано с наличием дополнительных защитных структур и выведением наружу целых члеников у этого вида. Наличие электронноплотного слоя под базальной мембраной эмбрионального эпителия, имитирующего «мембрану онкосферы», трудно объяснить особенностями биологии *P. crenata*. Ни у одного из изученных к настоящему времени видов цестод подобные структуры в онкосферах неизвестны.

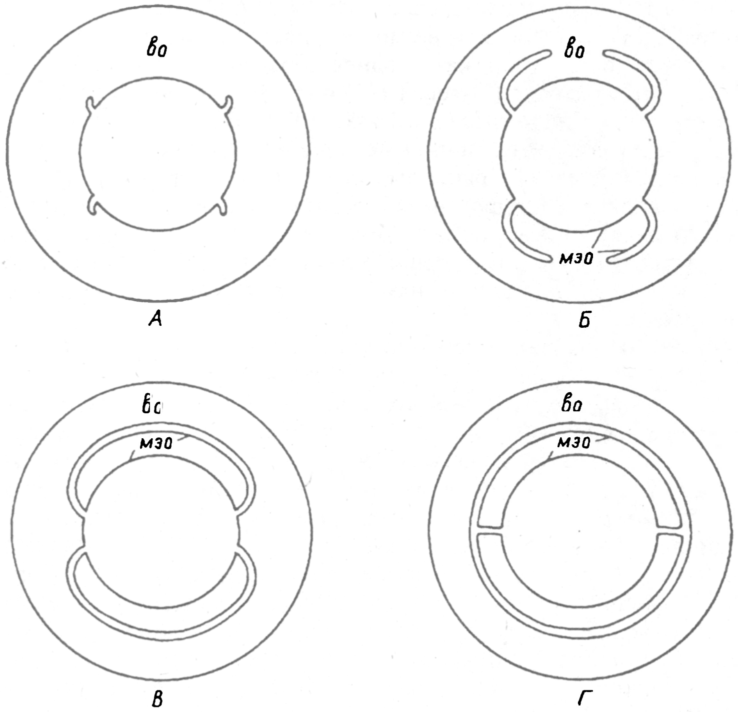

Рис. 5. Схема отделения эмбрионального эпителия от внутренней оболочки (*А* → *Б* → *В* → *Г*). Обозначения такие же, как на рис. 1.

Fig. 5. Scheme of separation of the embryonic epithelium from the inner envelope.

Процесс морфогенеза эмбрионального эпителия был изучен у нескольких видов цестод. Рыбицка (Rybicka, 1973) на *Hymenolepis diminuta* (Hymenolepididae) и Свидерский (Swiderski, 1992а, 1992б) на *Oochoristica agamae* (Linstowiidae) показали, что эмбриональный эпителий является дериватом погруженной тегументальной двухъядерной клетки. У этих видов в эмбриональном эпителии, сходно с *P. crenata*, были обнаружены электронноплотные гранулярные включения. Кашин (1990) у нескольких видов гименолепидидных цестод (*Fimbriaria fasciolaris*, *Microsomacanthus microskrjabini*, *Wardium pacificum*) установил, что синцитиальный эмбриональный эпителий связан с железой проникновения. Сходная организация эпителия и его связь с железой проникновения описаны у активных онкосфер *Hymenolepis diminuta* после вылупления (Lethbridge, Gijsbers, 1974). Эти данные противоречат описанию Рыбицкой (Rybicka, 1973). Возможно, двухъядерная клетка *H. diminuta*, обнаруженная Рыбицкой, действительно является железой проникновения, а активная секреция начинается после вылупления онкосферы. Иной процесс образования эмбрионального эпителия был описан у дилепидид *Anomotaenia constricta* и *Paricterotaenia porosa* (Gabrion, 1981), *Trichocephaloides megalocephala*, *Dichoanotaenia bacilligera*, *Platyscolex ciliata* и *Raushitaenia ancora* (Кашин, 1991). Тегумент онкосферы у этих видов подразделен на две самостоятельные структуры: «шапочку», покрывающую область крючьев, в которой заканчиваются протоки железы проникновения, и эпителиальный слой, отделяющийся от внутренней оболочки при слиянии мембранных пузырьков. Габрион предполагает, что связь цитоплазмы «шапочки» и протоков железы проникновения может возникать у этих видов после вылупления онкосфер, как это было установлено для *Spirometra mansonoides* (Lumsden e. a., 1974) и *H. diminuta* (Lethbridge, Gijsbers, 1974). Эпителий онкосферы вторично соединяется с погруженными клетками, лежащими в глубине эмбриона. Для двух эпителиальных пластинок, покрывающих онкосферу *P. crenata*, связь с погруженными клетками не была установлена. Возможно, такая связь у этого вида также возникает после вылупления, в кишечнике промежуточного хозяина. Интересно, что «шапочка» не может рассматриваться как структура, характерная только для дилепидид, так как сходное образование было обнаружено у линстовиид *Oochoristica symmetrica* (Ogren, 1957) и *O. agamae* (Swiderski, 1992b), а также катенотенииды *Catenotaenia pusilla* (Swiderski, 1972). Вероятно, способ отделения эмбрионального эпителия путем слияния мембранных пузырьков во внутренней оболочке является широко распространенным среди цестод, так как сходный способ его образования был описан в морфогенезе онкосфер протеоцефалид (Berrada-Rkhami, Gabrion, 1990). Отделение эмбрионального эпителия путем инвагинации базальной мембраны внутренней оболочки и наличие двух одинаковых эпителиальных пластинок вокруг онкосферы, обнаруженное нами у *P. crenata*, не имеет аналогий среди всех изученных цестод.

Таким образом, основными особенностями строения и морфогенеза онкосферы у *P. crenata* являются: секреторная активность наружной оболочки поздней онкосферы, неполнота и непостоянная толщина эмбриофора, отсутствие «мембраны онкосферы» и отделение эмбрионального эпителия путем образования симметричных инвагинаций базальной мембраны внутренней оболочки, приводящее к формированию двух одинаковых эпителиальных пластинок вокруг эмбриона.

Вариации структуры у гомологичных эмбриональных оболочек в различных семействах циклофиллидей обычно объясняют особенностями жизненных циклов изучаемых видов (Jarecka, 1961; Fairweather, Threadgold, 1981; Conn, 1984). В общих чертах жизненный цикл *P. crenata* сходен с таковым у *Dipylidium caninum*, который также выводит в наружную среду целые проглоттиды, а не яйца, и имеет наземное беспозвоночное (блоху) в качестве промежуточного хозяина. Однако ультраструктура онкосфер у этого вида достаточно типична для Cyclophyllidea (Pence, 1967). К сожалению, корреляции между ультраструктурой онкосфер и требованиями, связанными с особенностями жизненных циклов, совершенно не изучены. Поэтому взаимосвязь между особенностями жизненного цикла *P. crenata* и ультраструктурой онкосферы этого вида остается предположительной.

Список литературы

Кашин В. А. Структура и адаптивное значение модификации покровов онкосфер гименолепидид // Паразитология. 1990. Т. 24, вып. 1. С. 23—27.

Кашин В. А. Морфофункциональная дифференцировка внутренней оболочки яиц эуцестод // Паразитология. 1991. Т. 25. С. 336—343.

Корнакова Е. Е. Ультраструктура клеточной паренхимы и экстраклеточного матрикса Passerilepis crenata (Cestoda: Cyclophyllidea) // Паразитология. 1994. Т. 28, вып. 2. С. 119—123.

Berrada-Rkhami O., Gabrion C. The fine structure of the embryonic envelopes before and after hatching in Bothriocephalids: physiological and ecological significance // Parasitol. Res. 1990. Vol. 76, N 3. P. 251—262.

Chomicz L. Ultrastructural studies on the oncospheral envelopes of six species of genus Diorchis (Cyclophyllidea, Hymenolepididae) // Acta Parasitol. 1993. Vol. 38, № 4. P. 161—165.

Chomicz L., Czubaj A. Transmission electron micrograph studies of developing oncospheral envelopes of Fimbriaria fasciolaris (Hymenolepididae) // Parasitol. Res. 1991. Vol. 77. P. 503—508.

Chomicz L., Walski M. Ultrastructure of oncospheral envelopes of Diorchis elisae (Skrjabin, 1914) Spassky et Frese, 1961 (Cestoda, Hymenolepididae) // Parasitol. Res. 1991. Vol. 77. P. 550—552.

Coil W. H. Observations on the embryonic development of the cyclophyllidean cestode Diplophallus polymorphus with emphasis on the histochemistry of the egg membranes // Zeit. Parasitenk. 1967. Bd 29. S. 56—373.

Coil W. H. Observations on the embryonic development of the dioecious tapeworm Infula macrophallus with emphasis on the hystochemistry of the egg membranes // Zeit. Parasitenk. 1968. Bd 30. S. 301—317.

Coil W. H. Studies on the biology of the tapeworm Shipleya inermis Fuhrmann, 1908 // Zeit. Parasitenk. 1970. Bd 35. S. 40—54.

Coil W. H. Studies on the embryogenesis of the tapeworm Shipleya inermis Fuhrmann, 1908 using transmission and scanning electron microscopy // Zeit. Parasitenk. 1977. Bd 52. S. 311—318.

Coil W. H. Studies on the embryogenesis of the tapeworm Cittotaenia variabilis (Stiles, 1895) using transmission and scanning electron microscopy // Zeit. Parasitenk. 1979. Bd 59. S. 151—159.

Conn D. B. Scanning electron microscopy and histochemistry of embryonic envelopes of the porcupine tapeworm, Monoecocestus americanus (Cyclophyllidea: Anoplocephalidae) // Canad. J. Zool. 1984. Vol. 63. P. 1194—1198.

Fairweather I., Threadgold L. T. T. Hymenolepis nana: the fine structure of the embryonic envelopes // Parasitology. 1981. Vol. 82. P. 429—443.

Gabrion C. Recherches sur l'oncosphere des cestodes: origine et formation de la calotte recouvrant les crochets // Zeit. Parasitenk. 1981. Bd 65. S. 191—205.

Jarecka L. Morphological adaptations of tapeworm eggs and their importance in the life cycles // Acta Parasitol. Polon. 1961. Vol. 9. P. 409—426.

Lethbridge R. C. The architecture of the eggshell of Hymenolepis diminuta // Intern. J. Parasitol. 1976. Vol. 6. P. 87—90.

Lethbridge R. C., Gijsbers M. F. Penetration gland secretion by hexacanths of Hymenolepis diminuta // Parasitology. 1974. Vol. 68. P. 303—311.

Lumsden R. D., Oaks J. A., Mueller J. F. Brush border development in the tegument of the tapeworm, Spirometra mansonoides // J. Parasitol. 1974. Vol. 60. P. 209—226.

Ogren R. E. Morphology and development of oncospheres of the cestode Oochoristica symmetrica Baylis, 1927 // J. Parasitol. 1957. Vol. 43. P. 505—520.

Pence D. B. The fine structure and histochemistry of the infective eggs of Dipylidium caninum // J. Parasitol. 1967. Vol. 53. P. 1041—1054.

Pence D. B. Electron microscope and histochemical studies on the eggs of Hymenolepis diminuta // J. Parasitol. 1970. Vol. 56. P. 84—97.

Rybicka K. Embryogenesis in cestodes // Advances in Parasitology. 1966. Vol. 4. P. 107—186.

Rybicka K. Ultrastructure of embryonic envelopes and their differentiation in Hymenolepis diminuta (Cestoda) // J.Parasitol. 1972. Vol. 58. P. 849—863.

Rybicka K. Ultrastructure of the embryonic syncytial epithelium in a cestode Hymenolepis diminuta // Parasitology. 1973. Vol. 66. P. 9—18.

Swiderski Z. Electron-microscopy of embryonic envelope formation by the cestode Catenotaenia pusilla // Exper. Parasitol. 1968. Vol. 23. P. 104—113.

Swiderski Z. La structure fine de l'oncosphere du cestode Catenotaenia pusilla (Goeze, 1782) (Cyclophyllidea, Catenotaeniidae) // La Cellule. 1972. Vol. 69. P. 207—237.

Swiderski Z. Comparative fine structure of cestode embryos // Proceedings, 2-nd European Multicolloquy of Parasitology, Trogir, September 1—6. 1975. P. 265—272.

Swiderski Z. Electron microscopy of embryonic envelope formation by the cestode Inermicapsifer madagascariensis, a parasite of man and rodents // Proceed. Electr. Micr. Soc. Southern Africa. 1988. Vol. 18. P. 87—88.

Swiderski Z. Development and ultrastructure of oncospheral envelopes in the cestode Oochoristica agamae Baylis, 1919 (Cyclophyllidea, Linstowiidae) // Proceedings, 5-th Asia-Pacific Electron Microscopy Conference, Beijing, China, August 2—6. 1992a. P. 308—309.

Swiderski Z. Origin and differentiation of the oncospheral tegument in the cestode Oochoristica agamae Baylis, 1919 (Cyclophyllidea, Linstowiidae) // Proceedings, 5-th Asia-Pacific Electron Microscopy Conference, Beijing, China, August 2—6. 1992b. P. 326—327.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034 Поступила 10.12.1997

THE ULTRASTRUCTURE OF EMBRYONIC ENVELOPES IN PASSERILEPIS CRENATA (CESTODA: HYMENOLEPIDIDAE)

E. E. Kornakova

Key words: Cestoda, Cyclophyllidea, *Passerilepis crenata*, embryonic envelopes, ultrastructure.

SUMMARY

The ultrastructure of the oncospheral envelopes and embryonic epithelium in *Passerilepis crenata* has been studied in utero by transmission electron microscopy. It demonstrates peculiarities, which have not been observed in other cyclophillideans studied and seems to be related to the peculiarities of terrestrial life cycle of the species. The oncosphere is surrounded by 3 layers — the shell, the outer envelope and the inner envelope. The uterine wall seems to contribute to shell formation on the early stage of morphogenesis. The outer envelope in the preoncosphere consists of a thin cytoplasmic layer, containing two nuclei (fig. 1), while in the matured oncosphere it is thick, vacuolized and produces granular secret, that thickening the shell (fig. 3, *в*, *г*). The inner envelope gives rise to the embryophore. The incomplete embryophore has irregular shape with prominent thickenings in some regions (fig. 3, *б*; 4, *а*). The arising of embryonic epithelium preceeds the embryophore formation. This processus begins by invagination of the basal membrane of the inner envelope (figs. 2, *а*, *б*). The embryonic epithelium forms two separate plates around the embryo. The nuclei of this plates and the connection with the sunken tegumental cells were not found. The «oncospheral membrane» was not observed. Nevertheless, the thin dense layer covering the basal membrane of embryonic epithelium was observed. The uterine all in *P. crenata* is syncitial epithelium with deep basal invaginations (fig. 4, *б*). The cytoplasm of the uterine epithelium during the oncosphere maturation contains extensive granular endoplasmic reticulum while in proglottides containing the matured oncospheres the uterine epithelium does not show high sinthetic activity. It is surrounded by the prominent additional dense lamina beneath the uterine epithelium (fig. 4, *в*). Thus, the main peculiarities of ultrastructure of oncospheral envelopes in *P. crenata* are as follows: the secretory activity of the outer envelope in the older oncosphere, incomplete embryophore with thin areas and massive thickenings, absence of «oncospheral membrane» and the separation of the embryonic epithelium by the invaginations of basal membrane of the inner envelope resulting in the presence of two epithelial plates.

Вклейка к ст. Е. Е. Корнаковой

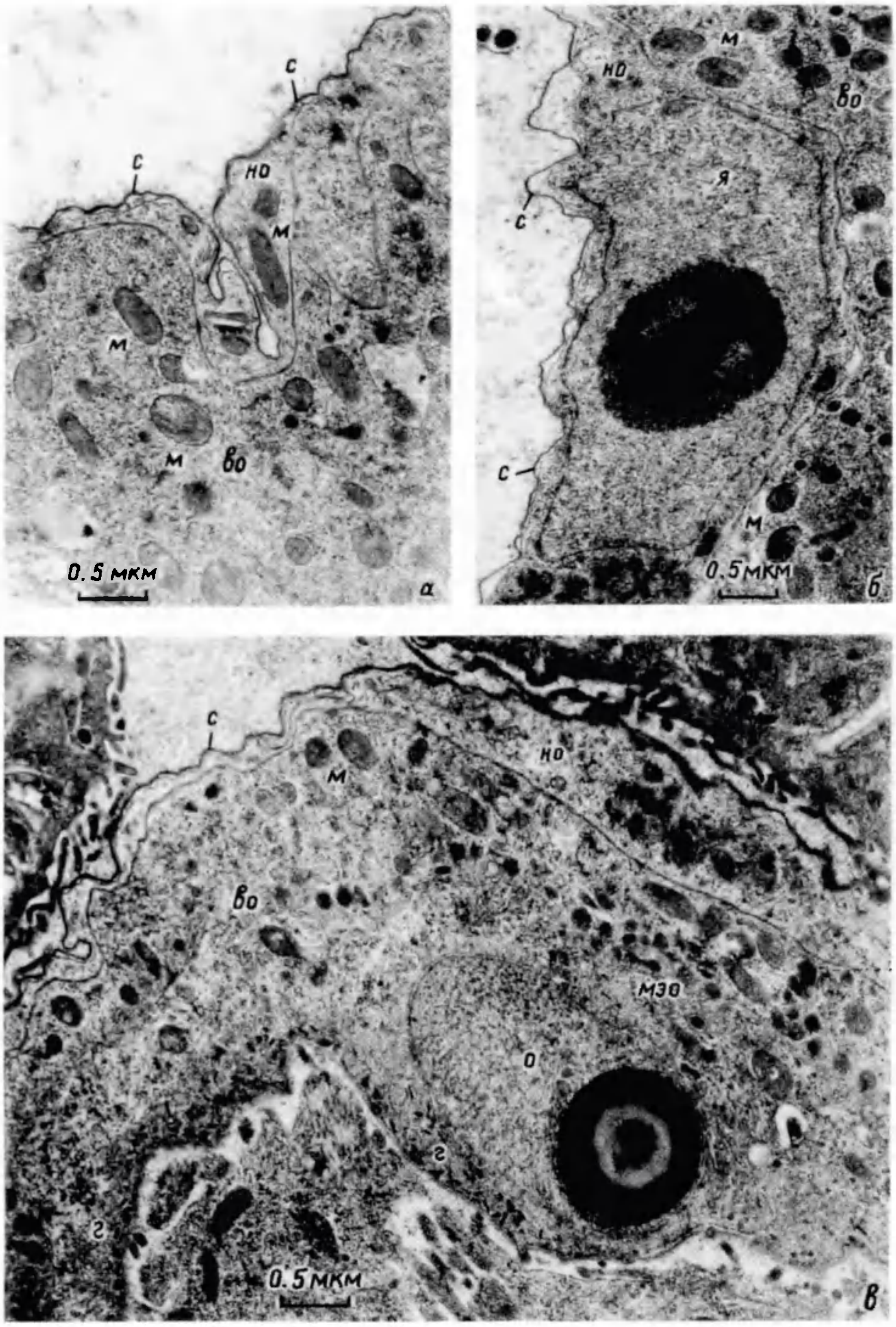

Рис. 1. Ультраструктура эмбриональных оболочек преонкосферы *Passerilepis crenata*.

а — наружная и внутренняя оболочки; *б* — ядро наружной оболочки; *в* — общий вид участка преонкосферы; *во* — внутренняя оболочка; *г* — гранулы в эмбриональном эпителии; *м* — митохондрии; *мэо* — мембрана эмбрионального эпителия; *но* — наружная оболочка; *о* — онкобласт; *с* — скорлупа; *я* — ядро.

Fig. 1. The ultrastructure of embryonic envelopes in the preoncosphere of *Passerilepis crenata*.

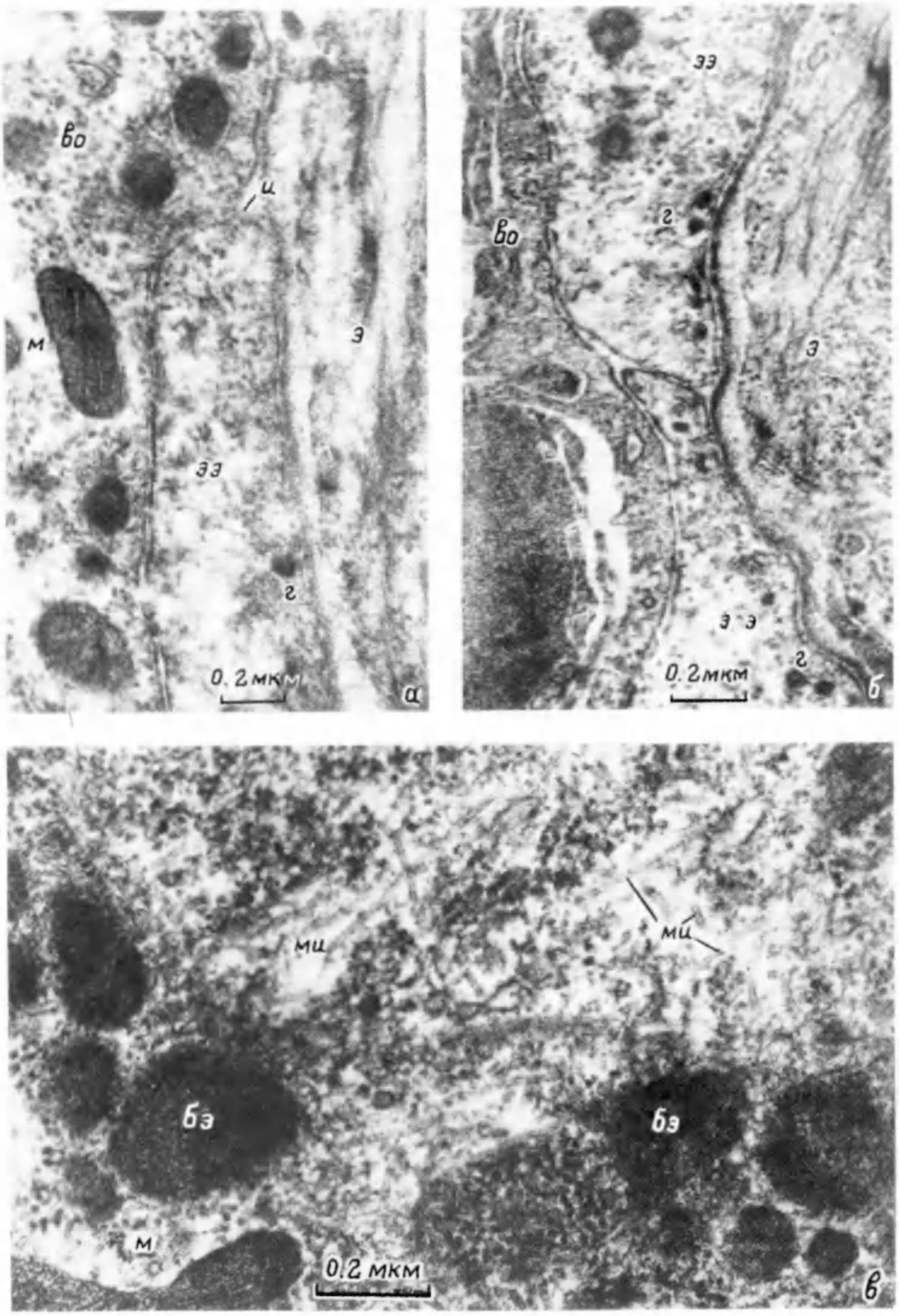

Рис. 2. Морфогенез онкосферы *Passerilepis crenata*.

а — отделение эмбрионального эпителия; *б* — граница двух пластинок эмбрионального эпителия; *в* — микротрубочки в зоне формирования блоков эмбриофора; *бэ* — блоки эмбриофора; *и* — инвагинация базальной мембраны внутренней оболочки; *ми* — микротрубочки; *э* — эмбрион; *ээ* — эмбриональный эпителий. Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

Fig. 2. The morphogenesis of the oncosphere in *Passerilepis crenata*.

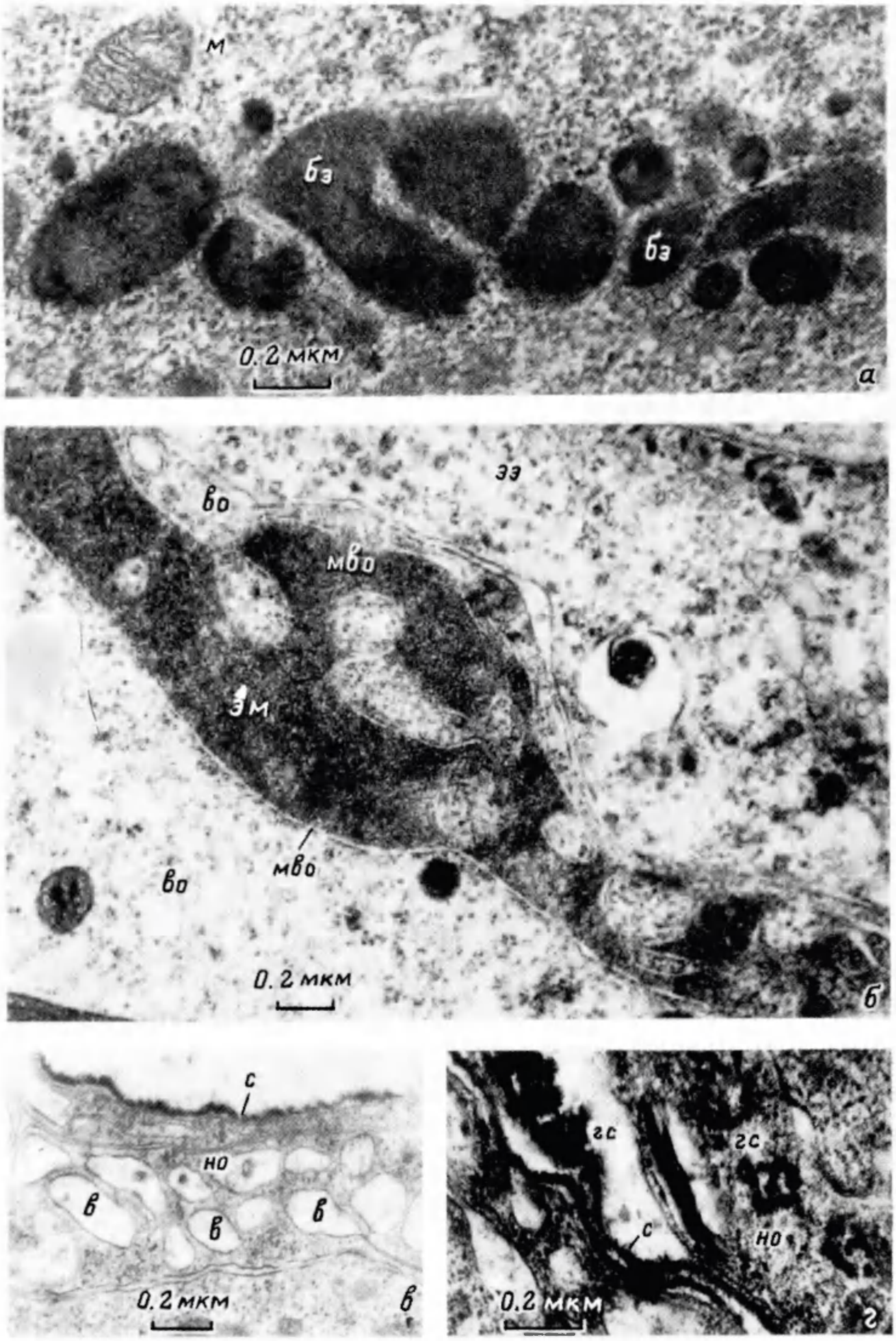

Рис. 3. Морфогенез оболочек онкосферы *Passerilepis crenata*.

а — блоки эмбриофора в цитоплазме внутренней оболочки; *б* — сформированный эмбриофор; *в* — вакуоли в наружной оболочке поздней онкосферы; *г* — отложение гранулярного секрета на скорлупе поздней онкосферы; *в* — вакуоли; *гс* — гранулярный секрет; *мво* — мембрана, окружающая эмбриофор; *эм* — эмбриофор.

Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

Fig. 3. The morphogenesis of oncospheral envelopes in *Passerilepis crenata*.

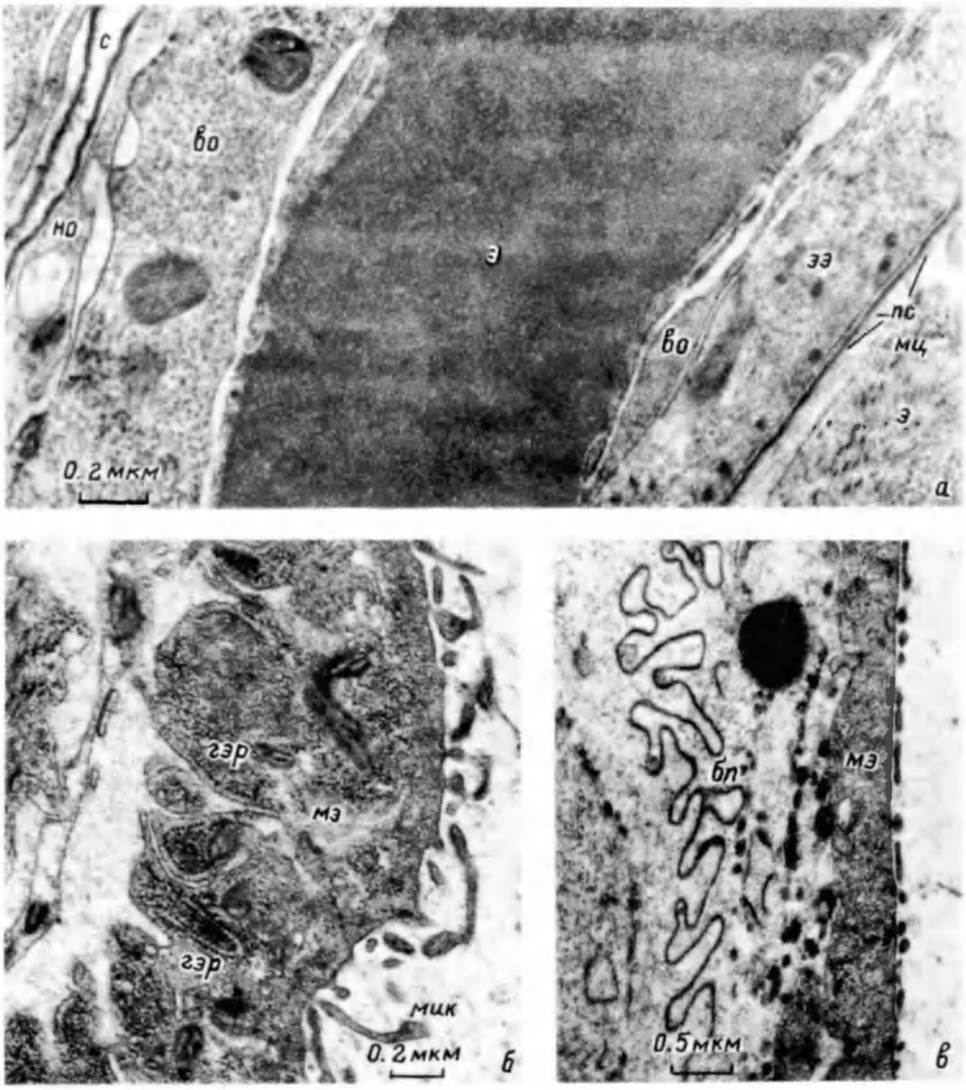

Рис. 4. Ультраструктура оболочек онкосферы и стенки матки *Passerilepis crenata*.

а — ультраструктура оболочек поздней онкосферы; *б* — стенка матки в процессе развития онкосфер; *в* стенка матки, содержащей зрелые онкосферы; *бп* — пластинчатая структура вокруг стенки матки; *гэр* — гранулярный эндоплазматический ретикулюм; *мик* — микроворсинки; *мц* — мышечное волокно; *мэ* — эпителий матки; *пс* — электронноплотный слой на базальной мембране эмбрионального эпителия. Остальные обозначения такие же, как на рис. 1.

Fig. 4. The ultrastructure of oncospheral envelopes and uterine wall in *Passerilepis crenata*.